Acta Œcologica
Œcol. Gener., 1987, Vol. 8, n° 1, p. 63-70.

FORUM

Peut-on encore parler de sélection-*r* et de sélection-*K* ?

Robert Barbault
Laboratoire d'Écologie (UA 258 du CNRS),
École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05, France

La percée en écologie évolutive des termes de sélection-*r* et de sélection-*K*, ainsi que de ceux de stratégie-*r* et de stratégie-*K* qui en ont découlé (MacArthur, 1962; MacArthur & Wilson, 1967), s'est traduite, au cours des années 70 et jusqu'à aujourd'hui, par une rapide extension de leur usage. Un tel élargissement de la « niche sémantique » de ces expressions, consécutif à un succès foudroyant amplifié par de pervers effets de « stratégies de publication », a finalement affaibli le sens profond de ces termes.

Le processus s'est dessiné très vite, amorcé peut-être par l'article de Pianka de 1970 et sans que MacArthur s'en soit clairement inquiété même si, dans son dernier ouvrage de 1972, il explicite très clairement sa propre conception. Quoi qu'il en soit, on assiste depuis quelques années à une réaction de rejet, plutôt diffuse, en même temps, il est vrai, qu'à des tentatives de relance, les unes exprimant la volonté d'un retour aux sources, d'un « resserrement de niche » (Parry, 1981; Boyce, 1984), les autres le souci d'élaborer une théorie élargie, exhaustive (Horn & Rubenstein, 1984; Begon, 1985; Sibly & Calow, 1985).

Sans revenir sur la notion même de stratégie adaptative abordée par ailleurs (Barbault & Blandin, 1980; Stearns, 1980; Barbault, 1981, 1984), je crois utile de faire le point sur la question qui se pose avec de plus en plus d'insistance : peut-on encore parler de sélection-*r* et de sélection-*K* en dehors de perspectives historiques, c'est-à-dire autrement qu'en tant qu'étape-clé dans le développement de l'Écologie évolutive ?

Je m'appuierai largement, dans cette réflexion, sur les récentes synthèses critiques de Parry (1981) et de Boyce (1984).

Acta Œcologica/Œcologia Generalis, 0243-766X/87/01/63/08/$ 2.80/© Gauthier-Villars

2) en centrant l'analyse sur les profils écologiques et démographiques des populations-cibles, c'est-à-dire sur les stratégies résultantes (stratégies-*r* et -*K*).

Au plan plus concret des pratiques, qu'il s'agisse de recherche proprement dite ou de valorisation de la recherche (= stratégies de publication), il y a lieu de dénoncer vigoureusement le travers qui s'est répandu dans les années 70 consistant à plaquer la terminologie *r-K* sur de simples constats de différences relevées entre populations ou espèces, généralement sans analyse très critique des contextes écologiques efficaces correspondants : l' « interprétation » des faits se résume à baptiser stratège-*r* l'espèce ou la population qui présente la fécondité la plus élevée, la maturité sexuelle la plus précoce ou l'espérance de vie adulte la plus réduite et, inversement, stratège-*K* l'espèce qui présente les caractères opposés. Il s'agit là d'un usage à proscrire, car abusif et stérile, quoique compréhensible en termes de stratégie de publication (la mode existe aussi dans le monde scientifique!).

Revenons plutôt aux extensions théoriques, seules dignes d'intérêt ici.

La définition III donnée ci-dessus a ouvert la voie à des considérations très intéressantes sur les relations entre caractères du milieu (hétérogénéité, variabilité temporelle) et traits écologiques et démographiques des populations naturelles (Nichols *et al.*, 1976; Southwood, 1977; Price, 1984; Sibly & Calow, 1985). C'est là, me semble-t-il, une féconde voie de recherche dans le domaine de la théorie des stratégies adaptatives, voie certes ouverte par MacArthur & Wilson, mais qui nous fait quitter le strict champ d'application de la terminologie *r-K*.

Un autre grand groupe de tentatives théoriques provoquées par l'idée première de MacArthur, et probablement stimulées par la note de Pianka (1970) et d'autres considérations théoriques (Williams, 1966), s'organisent autour de considérations relatives à l'effort de reproduction et à l'allocation des ressources entre les divers besoins des organismes (Cody, 1966; Pianka, 1970). Par ce biais un rapprochement a parfois été tenté entre la théorie *r-K* et les effets d'une mortalité âge-dépendante (Horn, 1978; Pianka, 1972; Schaffer & Gadgil, 1975; Stearns, 1976, 1977).

Si l'approfondissement des recherches dans ces directions a bien contribué au progrès de nos connaissances dans le domaine de l'évolution des stratégies adaptatives, toute identification entre le modèle *r-K* et les conceptions relatives aux variations de l'effort de reproduction ou aux différences âge-spécifiques de mortalité reste inacceptable, ainsi que l'a bien expliqué Parry (1981) dans une argumentation en trois points que je ne puis que reprendre :

1. les considérations relatives à l'effort de reproduction et à la mortalité âge-spécifique dérivent de modèles stochastiques, lesquels donnent des profils démographiques des explications qui constituent une alternative au modèle *r-K* (Stearns, 1976, 1977);

2. le compromis entre reproduction et survie est mieux décrit par les concepts de sélection-*b* et sélection-*d* de Hairston *et al.* (1970) que par ceux de sélection-*r* et de sélection-*K*;

3. MacArthur (1972) a qualifié la dichotomie en question de « youth versus old-age selection », la considérant lui-même comme distincte de la subdivision sélection-*r*/sélection-*K*.

Aussi le sens IV relevé par Parry dans la littérature (la sélection-*r* comme allocation d'une proportion importante des ressources à la reproduction et la sélection-*K* comme allocation d'une proportion réduite des ressources à la reproduction) apparaît-il impropre à traduire l'essence même du modèle de MacArthur & Wilson.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Vingt ans après l'apport essentiel de la théorie *r-K*, outre le fait d'avoir ouvert à l'interface de la génétique des populations et de l'écologie un champ de recherche particulièrement fécond, reste le concept de sélection-*K*, à condition d'être précis sur l'emploi de l'expression (BOYCE, 1984) : « La sélection-*K* est une sélection qui se produit à densité élevée et qui provoque un accroissement de la taille de la population à l'équilibre. »

La sélection-*K* n'est donc pas synonyme de sélection pour une aptitude compétitive accrue (sélection-α de CASE & GILPIN, 1974; GILL, 1974), un compétiteur supérieur pouvant avoir un avantage sélectif dans une population génétiquement variable même au prix d'un *K* inférieur (génotype bénéficiant, par exemple, d'un avantage lié à sa taille corporelle supérieure, voir LUCKINBILL, 1979).

Bien que la sélection-*K* ne soit donc pas la seule réponse évolutive possible aux conditions de hautes densités, la prédiction d'une maximisation de *K* sous sélection dépendante de la densité d'une part, et du taux d'accroissement potentiel *r* à basse densité d'autre part apparaît toutefois assez robuste (AYALA, 1968; LUCKINBILL, 1978, 1979; MUELLER & AYALA, 1981; BOYCE, 1984), même si des complications surviennent en présence de processus de sélection fréquence-dépendante (NAGYLAKI, 1979; CHARLESWORTH, 1980).

Pour le reste il est souhaitable de renoncer à la terminologie *r-K*, en particulier si l'on s'intéresse à l'évolution des stratégies adaptatives appréhendées dans la perspective des approches globales évoquées plus haut. Les travaux effectués dans un tel esprit constituent un prolongement légitime et fécond des recherches dans la voie tracée par MACARTHUR mais au-delà des conditions de pertinence du modèle *r-K*. Je ne réprouve pas leur développement, bien au contraire, mais je crois sain de dénoncer la confusion qu'ils contribuent à entretenir en se parant improprement des atours du modèle *r-K*, ce qui se produit trop fréquemment tant est grande la fascination exercée par ce modèle sur les chercheurs.

Évidemment, en tant qu'écologiste, je suis pleinement convaincu que le problème de l'évolution des stratégies démographiques est une des préoccupations majeures de la Biologie contemporaine (BARBAULT, 1981, 1984) et qu'il peut et doit être abordé sous de multiples angles, dans un esprit réductionniste ou non, là n'est pas l'essentiel du débat.

En tant qu'écologiste encore, je pense qu'il doit impérativement être posé et analysé dans la trame des systèmes population-environnement (fig. 3) où s'inscrit la dynamique des contraintes et interactions qui pourraient contribuer à expliquer les profils observés (BARBAULT & BLANDIN, 1980; BARBAULT, 1981, 1984, 1987; STEARNS, 1983, 1984 *a*, 1984 *b*). De ce point de vue il est clair que les stratégies adaptatives ne sauraient être la résultante des seules sélections-*r* et -*K*. Elles sont modelées par de multiples pressions et contraintes imposées par la saisonnalité (BOYCE, 1979) ou le degré de stabilité de l'habitat (SOUTHWOOD *et al.*, 1974; NICHOLS *et al.*, 1976; WHITTAKER & GOODMAN, 1979; SIBLY & CALOW, 1985), par les contraintes climatiques (SCHAFFER & GADGIL, 1975; GRIME, 1977; SIBLY & GRIME, 1986), par les modalités du régime de prédation (WILBUR *et al.*, 1974; BARBAULT, 1976), par la compétition intra- et interspécifique (CASE & GILPIN, 1974; GILL, 1974; LUCKINBILL, 1978, 1979), par le besoin de dispersion (GADGIL, 1971; HORN, 1978; HORN & RUBENSTEIN, 1984), etc.

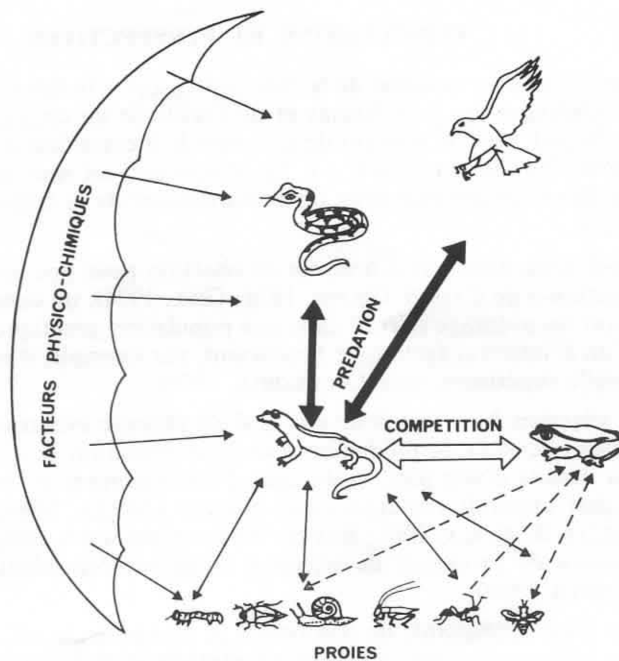


FIG. 3. — Représentation schématique d'un système « population/environnement ». Chaque symbole animal représente une population. Le système est arbitrairement centré sur la population objet d'étude.

Et n'est-ce pas dans cette perspective, en définitive, que MACARTHUR lui-même nous invitait à travailler en écrivant :

« The subdivision of all natural selection into r selection and K selection is convenient because it is a fairly natural subdivision but it is by no means the only possible one. We would speak of youth *vs.* old-age selection; or predator escape selection *vs.* selection for feeding ability, and so on. It is too early to assess the role that these other subdivisions will play in our understanding of evolution, but their investigation will probably be rewarding » (*Geographical Ecology*, p. 230)?

RÉFÉRENCES CITÉES

AYALA, F. J., 1968. — Genotype, environment and population numbers. *Science*, **162**, 1453-1459.

BARBAULT R., 1976. — Contribution à la théorie des stratégies démographiques : recherches sur leur déterminisme écologique chez les lézards. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **101**, 671-693.

BARBAULT R., 1981. — *Écologie des populations et des peuplements.* Masson, Paris, 250 p.

BARBAULT R., 1984. — Le concept de stratégie démographique, point de rencontre privilégiée entre écologistes et généticiens de populations? *Acta Œcologica, Œcol. gener.*, **5**, 243-253.

BARBAULT R., 1987. — Contraintes écologiques associées à la taille corporelle et évolution des stratégies adaptatives. In : J. CHALINE & B. LAURIN (éds.), *Ontogenèse et Évolution*, CNRS Publ., Paris.

BARBAULT R. & BLANDIN P., 1980. — La notion de stratégie adaptative : sur quelques aspects énergétiques, démographiques et synécologiques. In: R. BARBAULT, P. BLANDIN & J. A. MEYER (éds.), *Recherches d'Écologie théorique. Les stratégies adaptatives*, Maloine, Paris, 1-27.
BEGON M., 1985. — A general theory of life-history variation. In: R. M. SIBLY & R. H. SMITH (eds.), *Behavioural ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell Sc. Publ., Oxford, 91-97.
BOYCE M. S., 1979. — Seasonality and patterns of natural selection for life histories. *Am. Nat.*, **114**, 569-583.
BOYCE M. S., 1984. — Restitution of r- and K-selection as a model of density-dependent natural selection. *Ann. Rev. ecol. Syst.*, **15**, 427-447.
CASE T. J. & GILPIN M. E., 1974. — Interference competition and niche theory. *Proc. natl. Acad. Sci. USA*, **71**, 3073-3077.
CHARLESWORTH B., 1980. — *Evolution in age-structured populations*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 300 p.
CODY M. L., 1966. — A general theory of clutch size. *Evolution*, **20**, 174-184.
GADGIL M., 1971. — Dispersal: population consequences and evolution. *Ecology*, **52**, 253-261.
GILL D. E., 1974. — Intrinsic rate of increase, saturation density and competitive ability. II. The evolution of competitive ability. *Am. Nat.*, **108**, 103-116.
GRIME J. P., 1977. — Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, **111**, 1169-1194.
HAIRSTON N. G., TINKLE D. W. & WILBUR H. M., 1970. — Natural selection and the parameters of population growth. *J. Wildl. Manag.*, **34**, 681-690.
HORN H., 1978. — Optimal tactics of reproduction and life-history. In: J. R. KREBS & N. B. DAVIES (eds.), *Behavioural ecology*. Blackwell Sci. Publ., 411-429.
HORN H. S. & RUBENSTEIN D. I., 1984. — Behavioural adaptations and life history. In: J. R. KREBS & N. B. DAVIES (eds.), *Behavioural ecology*. Blackwell Sci. Publ., 2nd ed., 279-298.
LUCKINBILL L. S., 1978. — r- and K-selection in experimental populations of *Escherichia coli*. *Science*, **202**, 1201-1203.
LUCKINBILL L. S., 1979. — Selection and the r/K continuum in experimental populations of protozoa. *Am. Nat.*, **113**, 427-437.
MACARTHUR R. H., 1962. — Some generalized theorems of natural selection. *Proc. natl. Acad. Sci. USA*, **48**, 1893-1897.
MACARTHUR R. H., 1972. — *Geographical ecology*. Harper and Row Publ., New York, 269 p.
MACARTHUR R. H. & WILSON E. O., 1967. — *The theory of Island biogeography*. Princeton Univ. Press Publ., Princeton, N. J., 203 p.
MUELLER L. D. & AYALA F. J., 1981. — Trade-off between r-selection and K-selection in *Drosophila* populations. *Proc. natl. Acad. Sci. USA*, **78**, 1303-1305.
NAGYLAKI T., 1979. — The dynamics of density- and frequency-dependent selection. *Proc. natl. Acad. Sci. USA*, **76**, 438-441.
NICHOLS J. D., CONLEY W., BATT B. & TIPTON A. R., 1976. — Temporally dynamic reproductive strategies and the concept of r- and K-selection. *Am. Nat.*, **110**, 995-1005.
PARRY G. D., 1981. — The meanings of r- and K-selection. *Oecologia*, **48**, 260-264.
PIANKA E. R., 1970. — On r- and K-selection. *Am. Nat.*, **104**, 592-597.
PIANKA E. R., 1972. — r- and K-selection or b- and d-selection? *Am. Nat.*, **106**, 581-588.
PRICE P. W., 1984. — Alternative paradigms in community ecology. In: P. W. PRICE, C. N. SLOBODCHIKOFF & W. S. GAND (eds.), *A new Ecology*. J. Wiley and Sons Publ., New York, 353-383.
SCHAFFER W. M. & GADGIL M. D., 1975. — Selection for optimal life histories in plants. In: M. L. CODY & J. M. DIARMOND (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 142-157.
SIBLY R. & CALOW P., 1985. — Classification of habitats by selection pressures: a synthesis of life-cycle and r/K theory. In: R. M. SIBLY & R. H. SMITH (eds.), *Behavioural ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 75-90.
SIBLY R. M. & GRIME J. P., 1986. — Strategies of resource capture by plants. Evidence for adversity selection. *J. theor. Biol.*, **118**, 247-250.
SOUTHWOOD T. R. E., 1977. — Habitat, the templet for ecological strategies? *J. anim. Ecol.*, **46**, 337-365.

SOUTHWOOD T. R. E., MAY R. M., HASSELL M. P. & CONWAY G. R., 1974. — Ecological strategies and population parameters. *Am. Nat.*, **108**, 791-804.

STEARNS S. C., 1976. — Life-history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.*, **51**, 3-47.

STEARNS S. C., 1977. — The evolution of life-history traits. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **8**, 145-172.

STEARNS S. C., 1980. — A new view of life-history evolution. *Oikos*, **35**, 266-281.

STEARNS S. C., 1983. — The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals. *Oikos*, **41**, 173-187.

STEARNS S. C., 1984 *a*. — The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *Am. Nat.*, **123**, 56-72.

STEARNS S. C., 1984 *b*. — The tension between adaptation and constraint in the evolution of reproductive patterns. In: W. ENGELS (ed.), *Advances in Invertebrate reproduction*. Elsevier Publ., **3**, 387-398.

WHITTAKER R. H. & GOODMAN D., 1979. — Classifying species according to their demographic strategy. I. Population fluctuations and environmental heterogeneity. *Am. Nat.*, **113**, 185-200.

WILBUR H. M., TINKLE D. W. & COLLINS J. P., 1974. — Environmental certainty trophic level and resource availability in life history evolution. *Am. Nat.*, **108**, 805-817.

WILLIAMS G. C., 1966. — Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.*, **100**, 687-690.

La Revue *Acta Œcologica/Generalis* est une publication de Gauthier-Villars, Société Anonyme, constituée pour 99 ans, au capital de 3 089 600 F.

Siège social : 17, rue Rémy-Dumoncel, Paris. P. D. G. : J.-M. BOURGOIS.

Actionnaire : Bordas S. A. (99,8 % des parts).

Directeur de la Publication : J.-M. BOURGOIS. Responsable de la Rédaction : J. C. MENAUT.